迁飞性害虫褐飞虱对地磁强度变化的种群适合度响应

刘瑞莹[1], 肖子衿[1], 贺静澜[1], 万贵钧[1], 潘卫东[2], 陈法军[1,*]

(1. 南京农业大学植物保护学院昆虫系, 昆虫信息生态研究室, 南京 210095;
2. 中国科学院电工研究所, 北京生物电磁重点实验室, 北京 100190)

摘要:【目的】地球生物时刻处于地磁场(geomagnetic field, GMF)环境影响下,迁飞昆虫也不例外。迁飞昆虫多可进行跨纬度长距离迁飞,其迁出与迁入地间必然存在地磁强度差异,进而影响迁飞昆虫的种群适合度。本研究旨在明确迁飞性昆虫的磁生物学效应及其地磁环境适应性,服务于迁飞害虫发生的预测预报。【方法】利用直流电型亥姆霍兹线圈模拟迁飞害虫褐飞虱 *Nilaparvata lugens* 春季迁出地(广州: GMF 45 μT)与迁入地(南京: GMF 50 μT)地磁场环境,调查了迁出地和迁入地地磁场强度变化对其生长发育与繁殖的影响。【结果】结果显示,与迁出地 GMF 45 μT 下相比,迁入地 GMF 50 μT 下褐飞虱卵历期略有缩短(0.50%),卵孵化率显著提高(6.11%),雌、雄若虫历期分别延长 5.26% 和 2.37%,初羽化雌、雄成虫体重分别提高 0.66% 和 9.56%,雌、雄成虫寿命分别缩短了 35.34% 和 26.16%,雌成虫产卵量显著提高(30.13%),卵黄原蛋白基因 *Vg* 相对表达量显著提高(259.25%);此外,迁入地 GMF 50 μT 还显著缩短了褐飞虱 F_1 代卵历期(2.52%),并显著提高了 F_1 代卵的孵化率(10.83%)。【结论】结果说明,每年春季北迁过程中褐飞虱所处的地磁场强度增加有利于其种群适合度提高,进而对其迁飞种群发生有利,并加重其暴发危害风险。

关键词: 褐飞虱; 地磁场强度; 迁飞昆虫; 迁出; 迁入; 磁生物学效应

中图分类号: Q968 **文献标识码**: A **文章编号**: 0454-6296(2018)08-0957-11

Population fitness of the migratory brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Hemiptera: Delphacidae) in response to the change of geomagnetic field intensity

LIU Rui-Ying[1], XIAO Zi-Jin[1], HE Jing-Lan[1], WAN Gui-Jun[1], PAN Wei-Dong[2], CHEN Fa-Jun[1,*]

(1. Insect-Information Ecology Laboratory, Department of Entomology, College of Plant Protection, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; 2. Beijing Key Laboratory of Bioelectromagetics, Institute of Electrical Engineering, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100190, China)

Abstract:【Aim】Organisms (including migratory insects) on the earth are constantly affected by the geomagnetic field (GMF). The migratory insects can have a long distance migration, and there is a perceptible difference in the GMF intensity between the emigration and immigration regions, which affects the population fitness of migratory insects. This study was carried out to clarify the magnetobiological effect on migratory insect populations so to help predict the occurrence of migratory insect pests.

基金项目: 国家自然科学基金项目(31470454); 江苏省自然科学基金青年基金项目(BK20160717); 国家自然科学基金青年科学基金项目(31701787); 国家重点研发项目(2017YFD0200400); 江苏省"青蓝工程"优秀中青年学术带头人项目
作者简介: 刘瑞莹, 女, 1993 年 10 月生, 山东滨州人, 硕士研究生, 研究方向为磁生物学, E-mail: 2016102056@njau.edu.cn
* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: fajunchen@njau.edu.cn
收稿日期 Received: 2018-03-26; 接受日期 Accepted: 2018-05-29

【Methods】The GMF intensities of the spring emigration (Guangzhou city, GMF 45 μT) and immigration (Nanjing city, GMF 50 μT) regions of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens*, a migratory pest, were simulated by the DC-type helmholtz coils, respectively, and the changes in the growth, development and reproduction of *N. lugens* in response to the GMF intensity change between the emigration and immigration regions were investigated. 【Results】The results showed that in the immigration region (GMF 50 μT), the egg duration of *N. lugens* was slightly shortened (0.50%), the egg hatching rate was significantly enhanced (6.11%), the developmental duration of female and male nymphs was lengthened by 5.26% and 2.37%, respectively, the body weight of the newly emerged female and male adults was increased by 0.66% and 9.56%, respectively, and the developmental duration of female and male adults was shortened by 35.34% and 26.15%, respectively, as compared with those in the emigration region (GMF 45 μT). Moreover, the fecundity of female adults was significantly enhanced (30.13%) and the relative transcription level of *Vg* was significantly enhanced (259.25%). Furthermore, compared with the GMF intensity 45 μT, the GMF intensity 50 μT significantly decreased the egg duration (2.52%) and significantly increased the egg hatching rate (10.83%) of the F_1 generation of *N. lugens*. 【Conclusion】The results suggest that the GMF intensity of the region where *N. lugens* is located after northward migration in spring is positive for its migration to enhance the population fitness, further advantageous for the population occurrence and increasing the risk of population outbreak and damage in the immigration regions in spring.

Key words: *Nilaparvata lugens*; geomagnetic field intensity; migratory insect; emigration; immigration; magnetobiological effect

地磁场对生物的生命活动有着不可忽视的影响,而越来越多的研究表明正在衰减的地磁场强度会对生物体产生更大影响(Krylov *et al*., 2014; Mo *et al*., 2016)。研究发现,降低地磁强度约 15 μT 可显著影响 Wistar 大鼠免疫系统(Roman and Tombarkiewicz, 2009)。此外,地磁暴突发过程中地磁强度骤降(多小于 2 μT)可影响大型蚤 *Daphnia magna* 的生理代谢(Krylov *et al*., 2014)及昆虫的飞行与趋光行为(Presman, 1970; Esquivel *et al*., 2014)。除地磁暴等自然现象导致地磁强度变化引起昆虫的磁生物学响应外,大量利用静态磁场人工模拟磁场强度变化开展的昆虫磁响应研究也进一步证实了昆虫磁感受能力的存在。依据磁场强度不同,通常将人工建立的静态磁场分为弱磁场(<1 mT)、中等强度磁场(1 mT-1 T)和强磁场(>1 T)。目前,中等强度磁场对昆虫影响的研究较多,包括对昆虫生理发育和行为等的影响(Todorović *et al*., 2013)。研究认为,昆虫感受磁场强度变化后可通过影响下游生物膜离子通道,进而造成昆虫相应表型的改变(Rosen, 2003)。此外,强磁场处理可引起昆虫胚后发育延缓和生存力降低等,但其机制尚不清楚(Pan and Liu, 2004; Todorović *et al*., 2015)。相较于以上两种强度磁场,目前关于昆虫对弱磁场(Rosen, 2003),尤其是对地球磁场(geomagnetic field, GMF)(约 25~65 μT)的磁生物学响应研究较少(Zhang *et al*., 2007)。

地磁场不是恒定的,而是在时间和空间上时刻发生变化的。地磁强度由赤道向两极呈现由低到高的渐变态势,即低纬度地区磁场低,高纬度地区磁场高,其范围从赤道附近的 25 μT 到南北磁极的 65 μT,变化大小约为 3 nT/km(Grissom, 1995; Wang *et al*., 2008)。迁飞昆虫多可进行跨纬度长距离迁移(Chapman *et al*., 2015),这必然涉及其迁出地与迁入地的地磁强度差异(Hulot *et al*., 2010)。褐飞虱 *Nilaparvata lugens* 是为害水稻的典型跨纬度远距离迁飞性重大害虫(Hu *et al*., 2013),每年 5 月中、下旬-6 月上旬由海南岛中部往北及中南半岛同纬度地区迁到我国两广南部和南岭地区,6 月中、下旬-7 月初由两广南部迁到南岭以北至长江中下游地区,每年给水稻生产造成的经济损失触目惊心,其暴发为害已经严重威胁到我国水稻生产(翟保平和程家安, 2006)。褐飞虱成虫腹部铁磁性物质的存在为其远距离迁飞过程中实现地磁定向提供了物质基础(解春兰等, 2011; 颜学斌等, 2015)。根据国际通用的 WMM2015 地磁场模型,褐飞虱 *N. lugens* 可终年繁殖的越南岘港地区的地磁强度约为

43 μT,每年春季可北迁为害的我国广州地区地磁强度约为 45 μT,春季继续北迁为害的南京地区地磁强度约为 50 μT。可见,每年跨纬度远距离南北往返迁飞过程中褐飞虱都将面临所处不同地磁场环境变化中。而不同磁场环境变化下褐飞虱生长发育及其繁殖如何？这将直接影响其种群适合度及其害虫发生预测与危害预警等。

本研究利用直流电型亥姆霍兹线圈模拟褐飞虱春季迁出地(广州：GMF 45 μT)与迁入地(南京：GMF 50 μT)的地磁场环境来研究其迁飞过程生活史中生长发育与繁殖的磁响应差异,进而明确地磁场强度变化对其种群适合度的影响。该实验的开展有助于进一步明确迁飞性昆虫的磁生物学效应及其地磁环境适应性,并最终为明确迁飞昆虫可能存在的地磁定向行为机理提供实验依据。

1　材料与方法

1.1　供试虫源

本研究所用褐飞虱采自江苏省农业科学院试验稻田。用于褐飞虱室内种群饲养的水稻品种为感虫品种 TN1,盆(直径 × 高度 = 7 cm × 10 cm)栽于人工气候箱(型号:GXZ-500B;温度 ± 1.0℃,相对湿度 ± 10%,光照强度 15 000 lx;生产厂家:宁波江南实验仪器有限公司)内,日夜环境温度为 25.0 ± 1.0℃,相对湿度为 70% ~ 90%,光周期为 14L∶10D。于水稻三叶期稻苗用于接种褐飞虱,以木村 B 营养液(朱晓军等, 2004)提供水稻苗营养。

1.2　磁场强度控制装置

地磁场强度通常为 25 ~ 60 μT,由赤道向南北两极递增(Maeda *et al*., 2012)。本研究使用自主研发的直流电型亥姆霍兹线圈控制磁场强度装置(专利授权号：ZL201310003381.4),人工模拟迁飞性害虫褐飞虱春季迁出地广州(GMF 45 μT)及迁入地南京(GMF 50 μT)当地的地磁强度水平,以研究春季北迁过程中磁场强度变化对褐飞虱生长发育与繁殖等种群适合度的影响及其磁生物学效应。人工模拟磁场强度的有效处理空间为直径 30 cm 的球形范围内(分别为 45 μT 及 50 μT 左右)。实验期间,使用磁通门计(型号：191A;精度：± 1 nT;厂家:中国青岛永磁电科技有限公司)对人工磁场发生装置内的磁场强度进行监测校准,以保证实验处理所需的磁场强度的稳定性和准确性。

季节性迁飞害虫褐飞虱在我国东半部每年春季自南往北迁飞的路径(程遐年等, 1979),即每年的 4 月中、下旬 – 5 月上旬为第 1 次“北迁”,是由 19°N 以南终年繁殖区迁飞到广东和广西(即两广地区)南部 20 – 23°N 之间;5 月中、下旬 – 6 月上旬为第 2 次“北迁”,是由海南岛中部往北及中南半岛同纬度地区迁到我国两广南部和南岭地区,以广州为例当地磁场强度为 45 μT(结合国际通用的 WMM2015 地磁场模型及利用磁通门计实时校正);6 月中、下旬 – 7 月初为第 3 次“北迁”,是由两广南部迁到南岭以北至长江中下游地区,以南京为例当地磁场为 50 μT(结合国际通用的 WMM2015 地磁场模型及利用磁通门计实时校正);7 月上、中旬为第 4 次“北迁”,是由南岭地区主迁到长江中下游地区,并波及淮河流域;7 月下旬 – 8 月初为第 5 次“北迁”,是自岭北、沿江区南部迁到江淮间及淮北稻区。8 月下旬 – 9 月初沿淮、淮北中稻成热,开始往南回迁,9 月中旬出现由江淮间迁向长江以南的回迁峰;9 月下旬 – 10 月上旬,由长江中、下游回迁到南岭以北各地;10 月中旬起 – 11 月间,由江南、岭北回迁到华南以及吏南地区。

1.3　褐飞虱生长发育与繁殖指标测定

每个磁场强度处理(GMF 45 μT 和 GMF 50 μT)各随机选取 40 对初羽化褐飞虱雌雄成虫(作为 F_0 代),并按照 1∶1性比配对后单对置于直径 2 cm、高 10 cm 的编号后的玻璃试管中,每只试管中放置 2 株 15 日龄稻苗(根部包裹脱脂棉球、每天补充木村 B 营养液)供交配后的雌成虫产卵;以上各试管中的初羽化雌雄虫配对 2 d 后,在同一时间将雌雄虫一起转移接种到新的重新编号的玻璃试管中,24 h后将雌雄虫重新转移至新的编号玻璃试管中,依此类推;转移接种产卵试验中,每次转移试虫后均保留其产卵的水稻苗在上一个试管中,每日观察记录每个试管中若虫孵化情况,并根据每个试管中雌虫接入日期与 F_0 代若虫初孵日期计算 F_0 代的卵期以及卵的孵化率;每头初孵 1 龄若虫转移至相同型号的玻璃试管中,进行单头单管饲养以开展后续实验。试验期间,稻苗营养供给与卵期试验一致。此外,试验中若雄虫死亡则补进新的初羽化雄虫,若雌虫死亡则该供试雌虫的转移接种产卵试验结束。

将卵期试验中每个磁场强度处理(GMF 45 μT 和 GMF 50 μT)中单头单管饲养的 F_0 代初孵化若虫编号,每日观察其生长及蜕皮情况,并记录每次蜕皮时间。每天向试管中添加水稻木村 B 营养液,并根据稻苗被取食情况,每隔 3 d 对两个磁场强度处理

的同一批试验用稻苗进行统一更换，直至若虫初羽化为成虫止，并记录每头初羽化成虫性别。试验中，根据标号记录的每粒卵的孵化日期、若虫各龄期蜕皮时间及其若虫初羽化日期计算若虫各龄期及整个若虫发育历期；同时，利用十万分之一电子天平（型号：XP2U；精度：±0.1 μg；厂家：瑞士 Mettler Toledo 公司）称量单头初羽化的 F_0 代雌雄成虫称重。将以上称重后的两个磁场强度处理（GMF 45 μT 和 GMF 50 μT）获得的初羽化的 F_0 代雌雄成虫，按照试验初始接种褐飞虱成虫雌雄配对处理，每隔 24 h 转移接种至新的放有 15 日龄稻苗的试管中直至雌虫死亡，并根据每头雌雄成虫的初羽化日期和死亡日期计算 F_0 代成虫寿命。每日观察并计数新孵化的 F_1 代1 龄若虫，每只试管中的稻苗在最后一批若虫孵化后如连续 3 d 不再有新孵化的 F_1 代 1 龄若虫，则在体视镜下用解剖针挑剖稻苗茎秆及叶鞘，计数未孵化的 F_1 代卵的数量。F_0 代单雌产卵量即为未孵化的 F_1 代卵的数量（即无效卵）与孵化的 F_1 代 1 龄若虫数量（即有效卵）之和。

1.4 卵黄原蛋白基因表达的实时定量 PCR 分析

用 Trizol 法提取初羽化褐飞虱雌虫总 RNA，样本 15 头，随机混合为 3 个生物学重复。由微量分光光度计（型号：NanoDrop 2000C，美国 Thermo 公司）测实验样本的 RNA 浓度和质量，参照 PrimeScript™ RT Reagent Kit with gDNA Eraser（Perfect Real Time）试剂盒的说明书进行反转录。采用 20 μL 反应体系进行荧光定量 PCR，参见 SYBY Premix Ex Taq 试剂盒：（1）反应体系（总体积 20.0 μL）：SYBR ® Premix Ex Taq™（Tli RNaseH Plus）10.0 μL，ddH_2O 7.8 μL，Forward Primer（10 μmol/L）0.4 μL，Reverse Primer（10 μmol/L）0.4 μL，ROX Reference Dye II 0.4 μL，cDNA 1.0 μL；（2）反应条件：95℃ 30 s；95℃ 5 s，60℃ 34 s，40 个循环；溶解曲线：95℃ 15 s；60℃ 1 min，95℃ 15 s。引物和保守序列分别为 NLVG 和 NLAK（表 1）。

表 1 qPCR 实验用引物序列

Table 1 Primers used in qPCR

引物 Primers	引物序列 Primer sequences (5′-3′)	引物用途 Purpose
NLAK-F	TGCACATCAAAGTCCCCAAG	持家基因扩增
NLAK-R	TCGTAGACACCGCCCTCG	Amplification of the housekeeper gene
NLVG-F	CATTAACCCCTCTGGCTCCG	Vg 基因扩增
NLVG-R	CCATCCTGTTGTTCGCAATCTG	Amplification of Vg gene

1.5 褐飞虱种群增长趋势指数测定

根据成新跃（2005）的方法计算褐飞虱的种群增长趋势指数（I），即 $I = N_1/N_0$（N_0 和 N_1 分别表示褐飞虱的 F_0 代和 F_1 代种群数量）。其中，$N_1 = N_0 \times$ 若虫存活率 × 性比 × 繁殖力 × 卵孵化率。因此，$I = N_1/N_0 =$ 若虫存活率 × 性比 × 繁殖力 × 卵孵化率。

1.6 数据分析

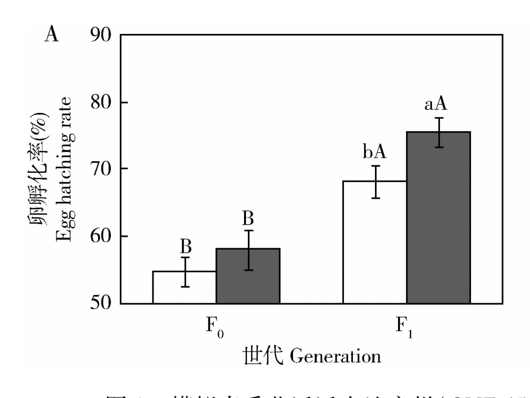
试验数据采用 SPSS20.0 进行统计分析。先采用 Levene's test 和 Shapiro-Wilk test 分别检验试验数据的方差齐性及其正态分布情况，如检测结果不符合正态分布则对数据进行正态化变换以符合方差分析要求。采用单因子方差分析（one-way ANOVA）以明确模拟的褐飞虱春季北迁迁出地广州（GMF 45 μT）与迁入地南京（GMF 50 μT）地磁强度变化对 F_1 代若虫发育历期、初羽化成虫体重、成虫寿命、雌虫繁殖力、卵黄原蛋白（Vg）基因表达量和种群增长趋势指数等的影响；采用双因子方差分析（two-way ANOVAs）以明确以上模拟的地磁强度变化对褐飞虱不同性别（雌虫和雄虫）的若虫历期、初羽化成虫体重和成虫寿命等的影响；进一步采用双因子方差分析以明确以上模拟的地磁强度变化对褐飞虱不同世代（F_0 和 F_1 代）卵的孵化率和卵历期的影响。处理间差异显著性采用 LSD 检验（$P < 0.05$）。此外，采用卡方检验（*Chi*-square）以明确地磁强度变化对褐飞虱若虫存活率的影响。

2 结果

2.1 模拟春季北迁迁出地与迁入地地磁强度变化对褐飞虱卵孵化率和卵历期的影响

模拟春季北迁迁出地广州（GMF 45 μT）和迁入地南京（GMF 50 μT）的地磁强度变化影响了褐飞虱卵孵化率（$F = 3.30$，$P = 0.075 < 0.10$）和卵历期（$F = 6.93$，$P = 0.009 < 0.01$），且世代间存在极显

著差异（孵化率：$F=31.52$，$P<0.001$；发育历期：$F=155.55$，$P<0.001$；表 2）。与 GMF 45 μT 下相比，GMF 50 μT 提高了褐飞虱 F_0 代和 F_1 代卵的孵化率，分别达 6.11%（$P>0.05$）和 10.83%（$P<0.05$；图 1：A）；同时，显著缩短了 F_1 代卵历期（2.52%）（$P<0.05$）（图 1：B）。与 F_0 代卵相比，GMF 45 μT 和 GMF 50 μT 下 F_1 代卵的孵化率显著提高，分别达 24.79% 和 30.33%（$P<0.05$）（图 1：A）；发育历期显著缩短，分别达 5.87% 和 7.78%（$P<0.05$）（图 1：B）。



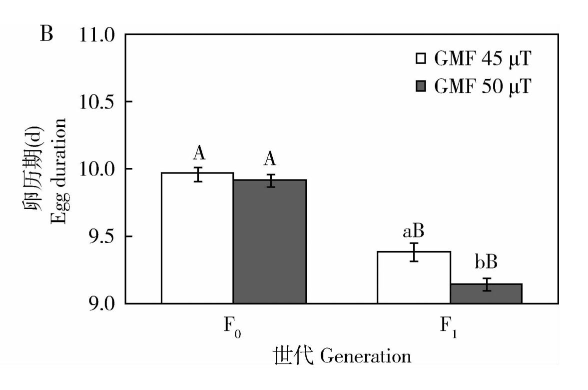


图 1　模拟春季北迁迁出地广州（GMF 45 μT）与迁入地南京（GMF 50 μT）地磁强度变化对迁飞性害虫褐飞虱 F_0 代和 F_1 代卵孵化率（A）和卵历期（B）的影响

Fig. 1　Effects of the change of simulated GMF intensity of spring emigration (Guangzhou, GMF 45 μT) and immigration (Nanjing, GMF 50 μT) regions on the hatching rate (A) and developmental duration (B) of the eggs of the F_0 and F_1 generations of the migratory brown planthopper, *Nilaparvata lugens*

柱上不同小写和大写字母分别表示同一世代不同地磁强度处理之间（GMF 45 μT *vs.* GMF 50 μT）以及同一地磁强度处理下不同世代（F_0 *vs.* F_1）卵之间经 LSD 检验差异显著（$P<0.05$）。Different lowercase and uppercase letters above bars indicate significant differences between different GMF intensities (GMF 45 μT *vs.* GMF 50 μT) for the same generation, and between different generations (F_0 *vs.* F_1) for the same GMF intensity by LSD test ($P<0.05$).

2.2　模拟春季北迁迁出地与迁入地地磁强度变化对褐飞虱若虫历期和存活率的影响

模拟春季北迁迁出地广州（GMF 45 μT）和迁入地南京（GMF 50 μT）的地磁强度变化显著影响了褐飞虱 1 龄若虫（$F=13.75$，$P<0.001$）和 1－5 龄若虫（$F=8.79$，$P=0.004<0.01$）发育历期，且 3 龄（$F=8.11$，$P=0.005<0.001$）和 5 龄（$F=5.86$，$P=0.017<0.05$）若虫，以及 1－5 龄若虫（$F=5.45$，$P=0.021<0.05$）的发育历期之间存在显著或极显著的雌雄性别差异（表 2）；此外，对 1 龄若虫发育历期而言，磁场强度和性别之间还存在极显著的交互作用（$F=7.58$，$P=0.007<0.001$；表 2）。与 GMF 45 μT 处理相比，GMF 50 μT 处理显著延长了褐飞虱 1 龄雄性若虫历期（16.88%；$P<0.05$）（图 2：B）、雌性若虫 1－5 龄总历期（5.26%；$P<0.05$）（图 2：A）。此外，与雄性若虫相比，GMF 45 μT 处理下分别显著延长了雌性 1 龄和 3 龄若虫历期（分别为 9.75% 和 10.09%），并显著缩短了 5 龄雌性若虫历期（10.23%）（$P<0.05$）（图 2：A，B）。

进一步通过单因子方差分析得出（表 3），模拟的地磁强度处理极显著影响了褐飞虱 1 龄若虫历期（$F=11.77$，$P<0.001$）和 1－5 龄总若虫历期（$F=11.20$，$P=0.0011<0.01$）。与 GMF 45 μT 处理相比，GMF 50 μT 处理显著延长了 1 龄若虫历期（8.55%）和 1－5 龄总若虫历期（4.33%）（$P<0.05$）（图 2：C）。与 GMF 45 μT 处理相比，GMF 50 μT 处理降低了若虫存活率（1.42%），但差异不显著（卡方检验：$\chi^2=2.00$，$P=0.16>0.05$）（图 2：D）。

2.3　模拟春季北迁迁出地与迁入地的地磁强度变化对褐飞虱成虫生长发育和繁殖及卵黄原蛋白基因（*Vg*）表达量和性比的影响

模拟春季北迁迁出地广州（GMF 45 μT）和迁入地南京（GMF 50 μT）地磁强度变化极显著地影响了褐飞虱雌成虫寿命（$F=12.50$，$P<0.001$），且初羽化雌雄成虫体重之间存在极显著差异（$F=104.47$，$P<0.001$）（表 2）；此外还极显著影响了褐飞虱成虫寿命（$F=13.38$，$P<0.001$），显著影响了单雌产卵量（$F=4.83$，$P=0.035<0.05$），并极显著影响了卵黄原蛋白基因 *Vg* 表达量（$F=22.47$，$P=0.009<0.05$），对种群增长趋势指数（I）的影响也较大但未达显著水平（$F=2.29$，$P=0.14>0.05$）（表 3）。

与 GMF 45 μT 处理相比，GMF 50 μT 处理显著

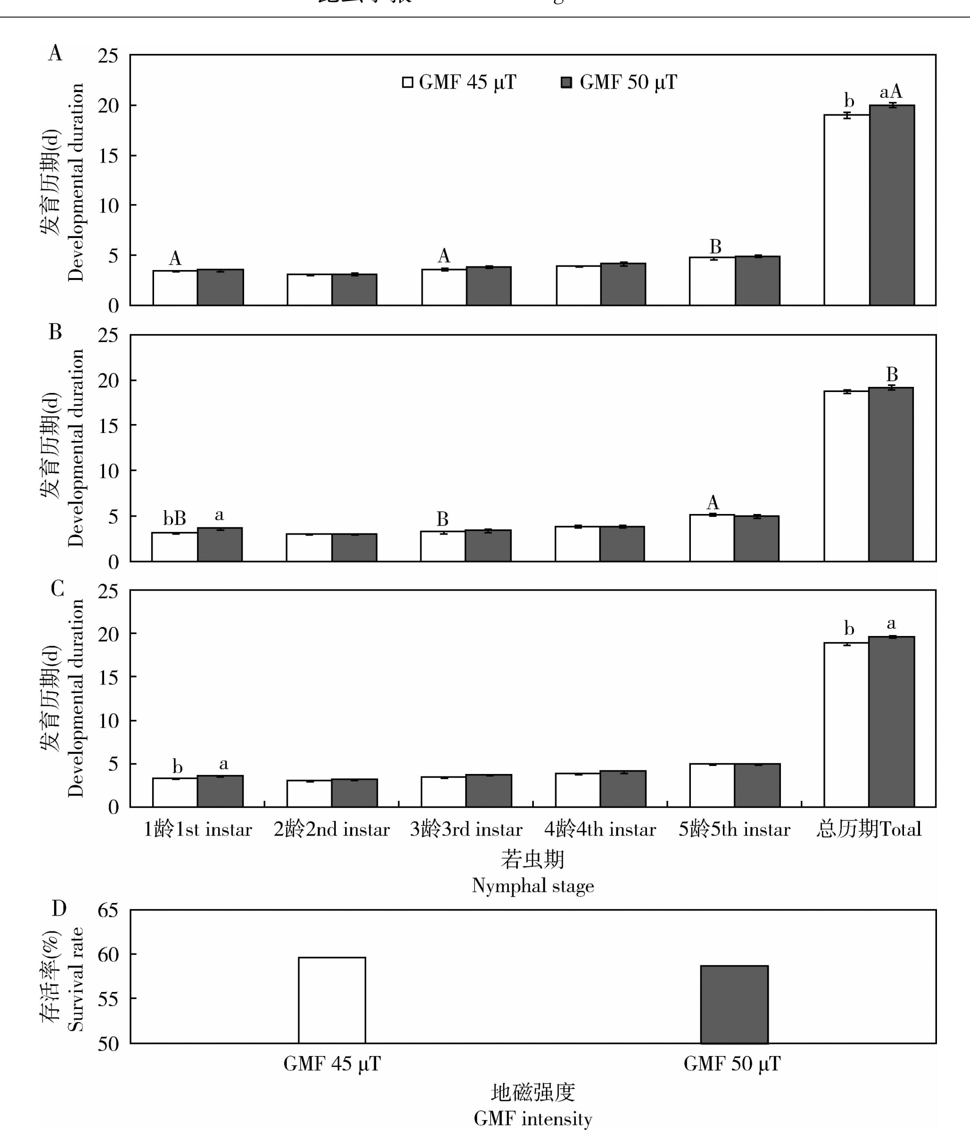


图 2 模拟春季北迁迁出地广州(GMF 45 μT)与迁入地南京(GMF 50 μT)地磁强度变化对迁飞性害虫褐飞虱雌性若虫(A)、雄性若虫(B)和总若虫(C)发育历期和若虫存活率(D)的影响

Fig. 2 Effects of the change of simulated GMF intensity of spring emigration (Guangzhou, GMF 45 μT) and immigration (Nanjing, GMF 50 μT) regions on the developmental duration (A, B and C) and survival rate (D) of female (A), male (B) and total nymphs (C) of the migratory brown planthopper, *Nilaparvata lugens*

不同小写和大写字母分别表示同一性别不同地磁强度处理之间(GMF 45 μT *vs.* GMF 50 μT),以及同一地磁强度处理下雌雄性若虫之间经 LSD 检验差异显著($P<0.05$)。Different lowercase and uppercase letters indicate significant differences between different GMF intensities (GMF 45 μT *vs.* GMF 50 μT) for the same sex, and between female and male nymphs for the same GMF intensity by LSD test ($P<0.05$).

增加了初羽化雄成虫体重(9.56%; $P<0.05$)(图 3: B),并显著缩短了雌(35.34%; $P<0.05$)(图 3: D)、雄(26.16%; $P<0.05$)(图 3: E)成虫寿命,以及整个成虫寿命(28.35%; $P<0.05$)(图 3: F)。同时,在 GMF 45 μT 和 GMF 50 μT 处理下,初羽化雌虫体重分别显著高于雄虫体重 46.05% 和 34.19%($P<0.05$)(图 3: A 和 B)。与 GMF 45 μT 处理相比,GMF 50 μT 处理还显著提高了单雌产卵量(30.13%; $P<0.05$)(图 4: A)和卵黄原蛋白基因 *Vg* 表达量(259.25%; $P<0.05$)(图 4: B),并提高了褐飞虱种群雌性比(3.86%),但差异不显著($P>0.05$)(图 4: C);此外,还增加了褐飞虱种群增长趋势指数(13.79%),但差异不显著($P>0.05$)(图 4: D)。

3 讨论

目前有很多关于 1 mT－1 T 强度磁场诱导的昆虫(如黄粉虫 *Tenebrio molitor*、冈比亚按蚊 *Anopheles gambiae*、家蝇 *Musca domestica*、蜜蜂和美洲棉铃虫

表 2　模拟春季北迁迁出地广州(GMF 45 μT)与迁入地南京(GMF 50 μT)地磁强度变化对褐飞虱不同世代(F_0 和 F_1 代)卵孵化率和卵历期影响的双因子方差分析(*F/P* 值)以及对 F_1 代不同性别(雌虫和雄虫)的若虫历期、初羽化成虫体重和成虫寿命影响的双因子方差分析(*F/P* 值)

Table 2　Two-way ANOVAs (*F/P* values) with geomagnetic field (GMF) intensity and generation as main factors for the effects of the simulated GMF intensity of spring emigration (Guangzhou, GMF 45 μT) and immigration (Nanjing, GMF 50 μT) regions of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* on hatching rate and developmental duration of the eggs of the F_0 and F_1 generations, and two-way ANOVAs (*F/P* values) with GMF intensity and sex as main factors for the effects of different GMF intensity on the nymphal duration, body weight of the newly emerged adults and adult longevity of females and males of the F_1 generation

种群参数 Population indexes	地磁强度 GMF intensity (GMF)	性别 Sex	世代 Generation	GMF×性别 GMF×Sex	GMF×世代 GMF×Generation
卵历期 Egg duration (d)	6.94/0.009 **		155.55/<0.001 ***		2.94/0.88
卵孵化率 Egg hatching rate (%)	3.30/0.075		31.52/<0.001 ***		0.40/0.53
雌雄若虫发育历期 Developmental duration of female and male nymphs (d)					
1 龄若虫 1st instar nymph	13.75/<0.001 ***	1.91/0.169		7.58/0.007 **	
2 龄若虫 2nd instar nymph	0.14/0.71	0.45/0.50	0.032/0.86		
3 龄若虫 3rd instar nymph	2.57/0.11	8.11/0.005 **		0.045/0.83	
4 龄若虫 4th instar nymph	1.13/0.29	2.30/0.13		0.79/0.38	
5 龄若虫 5th instar nymph	0.073/0.79	5.86/0.017 *		1.88/0.17	
1-5 龄若虫 1st-5th instar nymph	8.79/0.004 *	5.45/0.021 *		1.30/0.26	
初羽化雌雄成虫体重 Body weight of the newly emerged female and male adults (mg)	1.66/0.21	104.47/<0.001 ***		1.11/0.30	
雌雄成虫寿命 Longevity of female and male adults (d)	12.50/0.001 *	1.07/0.30		0.85/0.36	

* $P<0.05$, ** $P<0.01$, *** $P<0.001$.

表 3　模拟春季北迁迁出地广州(GMF 45 μT)与迁入地南京(GMF 50 μT)地磁强度变化对 F_0 代褐飞虱若虫发育历期、初羽化成虫体重、成虫寿命、雌虫繁殖力和种群增长趋势指数影响的单因子方差分析(*F/P* 值)

Table 3　One-way ANOVAs (*F/P* values) for the effects of the GMF intensity of spring emigration (Guangzhou, GMF 45 μT) and immigration (Nanjing, GMF 50 μT) regions of *Nilaparvata lugens* on the developmental duration of nymphs, body weight of the newly emerged adults, adult longevity, fecundity of female adults and population growth trend index (*I*) of the F_0 generation

种群参数 Population indexes	*F* 值/*P* 值 *F* value/*P* value
若虫发育历期 Developmental duration of nymphs (d)	
1 龄若虫 1st instar nymph	11.77/<0.001 ***
2 龄若虫 2nd instar nymph	0.24/0.62
3 龄若虫 3rd instar nymph	3.83/0.052
4 龄若虫 4th instar nymph	1.88/0.17
5 龄若虫 5th instar nymph	0.038/0.85
初羽化成虫体重 Body weight of the newly emerged adults (mg)	1.09/0.30
成虫寿命 Adult longevity (d)	13.38/<0.001 ***
单雌产卵量 Number of eggs laid per female	4.83/0.035 *
卵黄原蛋白基因表达量 Relative expression level of *Vg*	22.47/0.009
种群增长趋势指数 Population growth trend index *I*	2.29/0.14

* $P<0.05$, ** $P<0.01$, *** $P<0.001$.

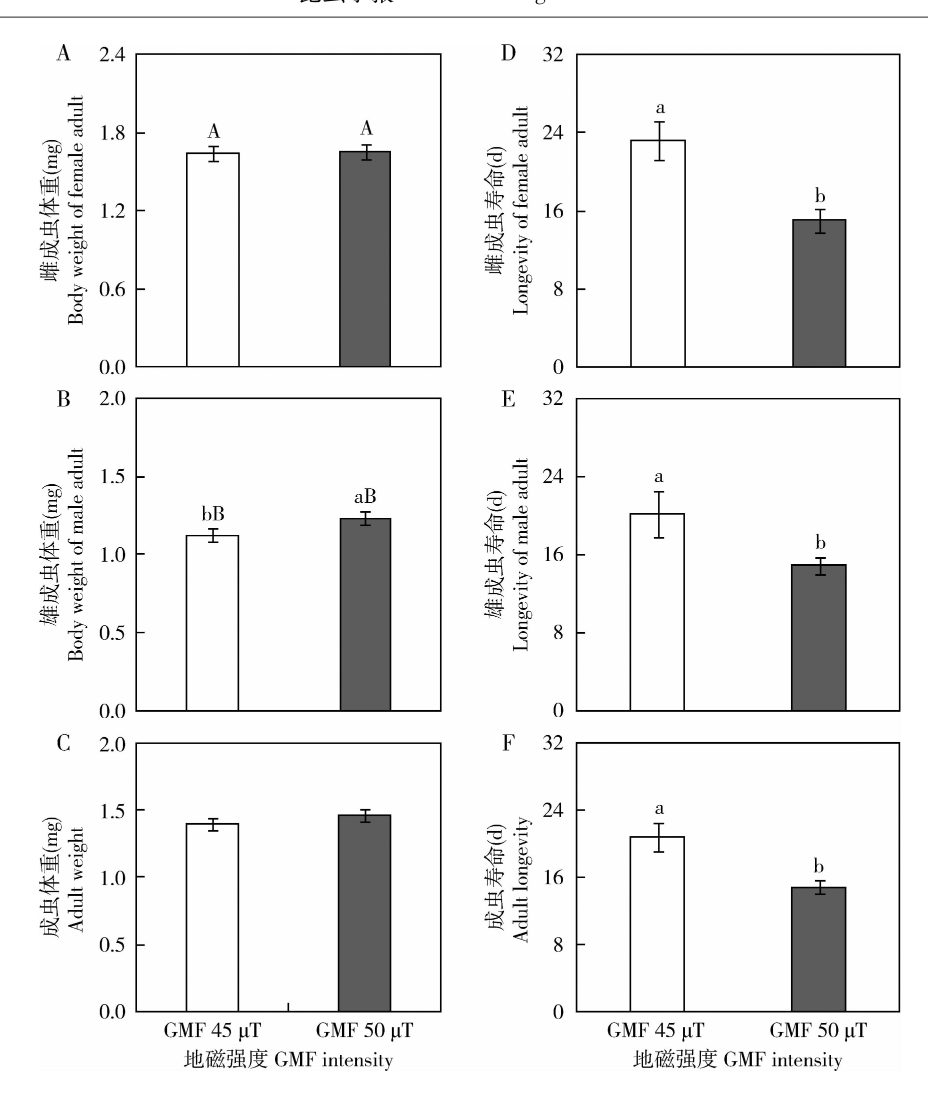


图 3 模拟春季北迁迁出地广州(GMF 45 μT)与迁入地南京(GMF 50 μT)地磁强度变化对迁飞性害虫褐飞虱初羽化雌(A)雄(B)成虫和总成虫(C)体重以及雌(D)雄(E)成虫和总成虫(F)寿命的影响

Fig. 3 Effects of the change of simulated GMF intensity of spring emigration (Guangzhou, GMF 45 μT) and immigration (Nanjing, GMF 50 μT) regions on the body weight of the newly emerged adults of female (A), male (B) and total (C) and adult longevity of female (D), male (E) and total (F) of the migratory brown planthopper, *Nilaparvata lugens*

不同小写和大写字母分别表示同一性别不同地磁强度处理之间(GMF 45 μT *vs.* GMF 50 μT)以及同一地磁强度处理下雌雄成虫之间经 LSD 检验差异显著($P<0.05$)。Different lowercase and uppercase letters indicate significant differences between different GMF intensities (GMF 45 μT *vs.* GMF 50 μT) for the same sex, and between female and male adults for the same GMF intensity by LSD test at $P<0.05$.

Helicoverpa zea 等)的生长发育与新陈代谢等的磁生物效应报道(Prolić *et al.*, 2001; Savić *et al.*, 2011; Polidori *et al.*, 2012; Todorović *et al.*, 2012)。中等强度磁场对昆虫的磁生物学效应影响主要认为其可能影响了生物膜离子通道的性质,如钠离子通道、钙离子通道等(Eckert, 1972; Rosen and Rosen, 1990)。与弱磁场相比,中等强度磁场加速了昆虫胚胎后期发育,并促进其成虫体重增加(Prolić and Nenadović,1995; Vácha, 1997; Prolić *et al.*, 2001; Rauš *et al.*, 2009; Savić *et al.*, 2011)。本研究发现,与春季北迁迁出地地磁场 GMF 45 μT 相比,褐飞虱经迁入地地磁场 GMF 50 μT 处理后若虫历期有发育延长趋势。Pan(1996)以及 Pan 和 Liu(2004)的研究也发现强磁场(SMF)同样能够延长胚胎发育历期。董兆克和戈峰(2013)研究发现零磁场明显延长棉铃虫幼虫历期,但对繁殖无显著影响。Wan 等(2014)研究发现褐飞虱经近零磁场(NZMF < 500 nT)处理后卵历期显著延长,雌雄虫体重显著降低,产卵量显著减少,进而得出近零磁场对褐飞虱的生长发育不利。王明明(2010)对小菜蛾研究中发现

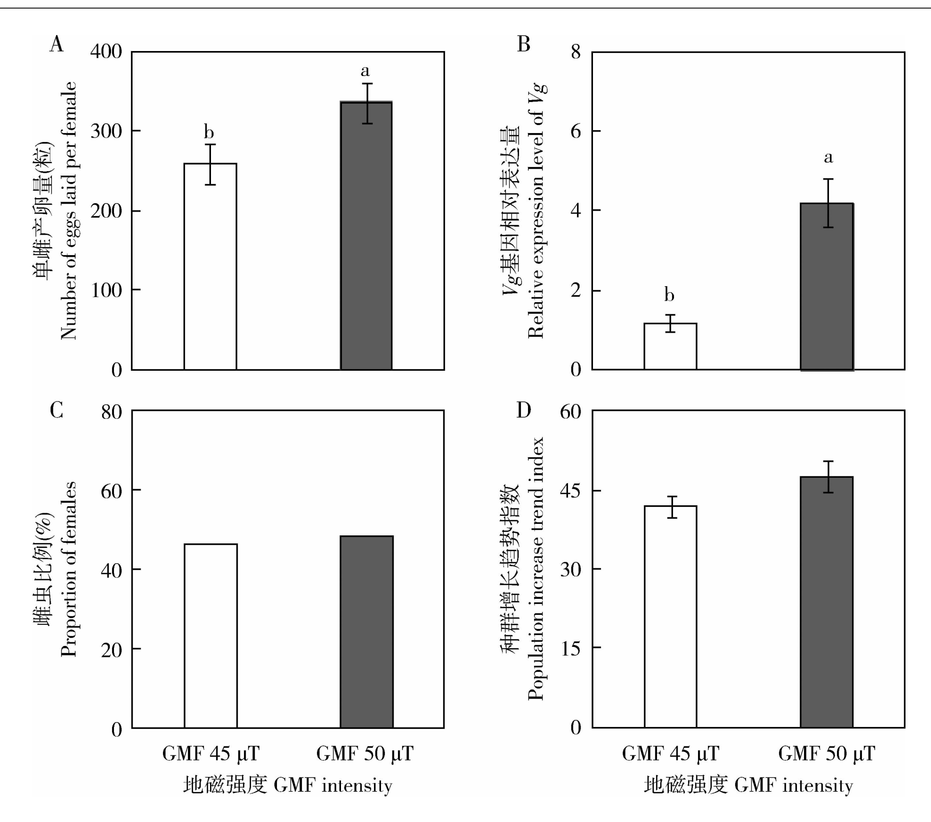


图 4　模拟春季北迁迁出地广州(GMF 45 μT)与迁入地南京(GMF 50 μT)地磁强度变化对迁飞性害虫褐飞虱雌虫产卵量(A)和卵黄原蛋白基因 *Vg* 表达量(B)以及种群雌性比(C)和增长趋势指数(D)的影响

Fig. 4　Effects of the change of simulated GMF intensity of spring emigration (Guangzhou, GMF 45 μT) and immigration (Nanjing, GMF 50 μT) regions on the fecundity (A) and relative expression level of vitellogenin gene (*Vg*) in female adults (B), and the proportion of females (C) and the population increase trend index (*I*) (D) of the migratory brown planthopper, *Nilaparvata lugens*

不同小写字母表示经 LSD 检验不同地磁强度处理之间(GMF 45 μT *vs*. GMF 50 μT)差异显著($P<0.05$)。Different lowercase indicate significant differences between different GMF intensities (GMF 45 μT *vs*. GMF 50 μT) by LSD test ($P<0.05$).

随着磁场强度的增加(150, 200, 300, 360 和 520 mT),其幼虫发育历期越长,其雌雄蛾成虫寿命逐渐缩短。张桂银和孙婷婷(1994)研究发现,黄粉虫经“SC-B 型康乐磁”处理后,成虫产卵量减少,卵孵化率降低,生命周期缩短。本研究中,与春季北迁迁出地地磁场 GMF 45 μT 处理相比,迁入地地磁场 GMF 50 μT 处理提高了 F_0 代和 F_1 代卵孵化率,缩短了卵历期,进而有利于提高卵的适合度(即加速幼虫孵化并提高初孵幼虫数量)。Pan(1996)研究发现将烟草夜蛾 *Heliothis virescens* 早期发育的胚胎置于静止的弱磁场中使其孵化率降低的情况。对于两个不同种(黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 和海德氏果蝇 *D. hydei*),60 mT 的静态磁场减慢了胚胎和胚后发育,并诱导了更弱的生存能力(Savić *et al*., 2011)。同时,本研究中 GMF 50 μT 处理延长了若虫历期,进而延长了褐飞虱若虫的为害时间,提高了成虫体重等,从而提高其种群暴发危害风险;另一方面,GMF 50 μT 处理还提高了初羽化成虫体重,缩短了成虫寿命,并提高了单雌产卵量,进而提高了成虫适合度。此研究结果与 Wan 等(2014)研究结论不一致,说明近零磁场和弱磁场对褐飞虱的卵的适合度影响不同。

本研究结果还显示,GMF 45 μT 和 GMF 50 μT 磁场处理可能通过影响 *Vg* 表达量来调控褐飞虱雌虫生长发育和繁殖。虽然卵黄素作为卵发育的直接能量来源,但是它的合成前体却是 Vg。在脂肪体中 Vg 被蛋白酶水解成小分子物质,之后小分子物质通过共转移和后转译修饰从而为卵巢供给营养物质(Hagedorn *et al*., 1979; Raikhel and Dhadialla, 1992; Giorgi *et al*., 1999; Tufail *et al*., 2005)。Vg 被运送到卵母细胞后,结晶成为蛋黄素,为胚胎发育储蓄能量(Tufail and Takeda, 2008)。因此,褐飞虱雌虫经 GMF 50 μT 磁场处理下单头产卵量上升可能是归因于雌虫 Vg 表达量上升。Raikhel 等

(2005)研究发现对于大多数昆虫,Vg 的合成受到其转录水平的调控,与此同时昆虫体内的保幼激素、蜕皮激素和一些神经肽类物质也参与调控 Vg 的转录水平(Tufail and Takeda, 2008),且昆虫体内保幼激素参与调控 Vg 的转录表达已被证明(Wyatt and Davey, 1996; Raikhel *et al*., 2005)。Tufail 等(2010)也报道了保幼激素可能参与调控褐飞虱 Vg 的转录表达。Wan 等(2015)对保幼激素和蜕皮激素关键基因的时间动态表达分析结果也证实了这一推测。

综上得出,远距离跨纬度迁飞昆虫褐飞虱经春季迁出地(广州: GMF 45 μT)到迁入地(南京: GMF 50 μT)地磁场增加环境下,卵历期缩短,卵孵化率升高,进而加速幼虫孵化并提高初孵幼虫数量;若虫历期延长,进而延长了褐飞虱若虫的为害时间;成虫体重增加,从而提高其种群暴发危害风险;成虫寿命缩短加速世代交替;单雌产卵量提高,进而提高了成虫适合度,进而对其迁飞种群发生有利,并加重其暴发危害风险。

参考文献(References)

Chapman JW, Reynolds DR, Wilson K, 2015. Long-range seasonal migration in insects: mechanisms, evolutionary drivers and ecological consequences. *Ecol. Lett*., 18(3): 287-302.

Cheng XN, Chen RG, Xi X, Zhu ZL, Yang LM, Yang JS, Qian RG, 1979. Studies on the migrations of brown planthopper *Nilaparvata lugens* Stål. *Acta Entomol. Sin*., 22(1): 1-21. [程遐年, 陈若篪, 习学, 朱子龙, 杨联民, 杨金生, 钱仁贵, 1979. 稻褐飞虱迁飞规律的研究. 昆虫学报, 22(1): 1-21]

Cheng XY, 2005. Population indexes and life-history evolution. In: Xu RM, Cheng XY eds. Insect Population Ecology: Basis and Forefront. Sciences Press, Beijing. 38-67. [成新跃, 2005. 人口指数和生活史演变. 见: 徐汝梅, 成新跃 主编. 昆虫种群生态学: 基础与前沿. 北京: 科学出版社. 38-67]

Dong ZK, Ge F, 2003. Effects of magnetic field on the development and reproduction of cotton bollworm *Helicoverpa armigera* Hubner (Lepidoptera: Noctuidae). *Chin. J. Ecol*., 32(5): 1265-1268. [董兆克, 戈峰, 2003. 磁场对棉铃虫生长发育及繁殖的影响. 生态学杂志, 32(5): 1265-1268]

Eckert R, 1972. Bioelectric control of ciliary activity. *Science*, 176 (4034): 473-481.

Esquivel DM, Corrêa AA, Vaillant OS, de Melo VB, Gouvêa GS, Ferreira CG, Ferreira TA, Wajnberg E, 2014. A time-compressed simulated geomagnetic storm influences the nest-exiting flight angles of the stingless bee *Tetragonisca angustula*. *Naturwissenschaften*, 101(3): 245-249.

Giorgi F, Bradley JT, Nordin JH, 1999. Differential vitellin polypeptide processing in insect embryos. *Micron*, 30(6): 579-596.

Grissom CB, 1995. Magnetic field effects in biology: a survey of possible mechanisms with emphasis on radical-pair recombination. *Chem. Rev*., 95(95): 3-24.

Hagedorn HH, Kunkel JG, 1979. Vitellogenin and vitellin in insects. *Annu. Rev. Entomol*., 24(1): 475-505.

Hu G, Lu F, Lu MH, Liu WC, Xu WG, Jiang XH, Zhai BP, 2013. The influence of typhoon Khanun on the return migration of *Nilaparvata lugens* (Stål) in eastern China. *PLoS ONE*, 8(2): e57277.

Hulot G, Finlay CC, Constable CG, Olsen N, Mandea M, 2010. The magnetic field of planet earth. *Space Sci. Rev*., 152(1-4): 159-222.

Krylov VV, Zotov OD, Klain BI, Ushakova NV, Kantserova NP, Znobisheva AV, Izyumov YG, Kuz′mina VV, Morozov AA, Lysenko LA, Nemova NN, Osipova EA, 2014. An experimental study of the biological effects of geomagnetic disturbances: the impact of a typical geomagnetic storm and its constituents on plants and animals. *J. Atmos. Sol.-Terr. Phys*., 110-111(4): 28-36.

Maeda K, Robinson AJ, Henbest KB, Hogben HJ, Biskup T, Ahmad M, Schleicher E, Weber S, Timmel CR, Hore PJ, 2012. Magnetically sensitive light-induced reactions in cryptochrome are consistent with its proposed role as a magnetoreceptor. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 109(13): 4774-4779.

Mo WC, Zhang ZJ, Wang DL, LiuY, Bartlett PF, He RQ, 2016. Shielding of the geomagnetic field alters action assembly and inhibits cell motility in human neuroblastoma cells. *Sci. Rep*., 6: 22624.

Pan H, 1996. The effect of a 7 T magnetic field on the egg hatching of *Heliothis virescens*. *Magn. Reson. Imag*., 14(6): 673-677.

Pan H, Liu X, 2004. Apparent biological effect of strong magnetic field on mosquito egg hatching. *Bioelectromagnetics*, 25(2): 84-91.

Polidori E, Zeppa S, Potenza L, Martinelli C, Colombo E, Casadei L, Agostini D, Sestili P, Stocchi V, 2012. Gene expression profile in cultured human umbilical vein endothelial cells exposed to a 300 mT static magnetic field. *Bioelectromagnetics*, 33(1): 65-74.

Presman AS, 1970. Electromagnetic Fields and Life. Plenum Press, New York.

Prolić Z, Lazarević J, Mrdaković M, Popesković D, 2001. Comparative examinations of magnetic field effects on pupal development in three holometabolous insect species. *Acta Entomol. Serb*., 6(1/2): 139-142.

Prolić ZM, Nenadović V, 1995. The influence of a permanent magnetic-field on the process of adult emergence in *Tenebrio molitor*. *J. Insect Physiol*., 41(12): 1113-1118.

Raikhel A, Brown M, Belles X, 2005. Hormonal control of reproductive processes. In: Gilbert LI, Iatrou K, Gill SS eds. Comprehensive Insect Science, Vol. 3. Elsevier, Pergamon, Amsterdam. 433-491.

Raikhel AS, Dhadialla TS, 1992. Accumulation of yolk proteins in insect oocytes. *Annu. Rev. Entomol*., 37(1): 217-251.

Rauš S, Todorovic D, Prolić Z, 2009. Viability of old house borer (*Hylotrupes bajulus*) larvae exposed to a constant magnetic field of 98 mT under laboratory conditions. *Arch. Biol. Sci*., 61(1): 129-

134.

Roman A, Tombarkiewicz B, 2009. Prolonged weakening of the geomagnetic field (GMF) affects the immune system of rats. *Bioelectromagnetics*, 30(1): 21 - 28.

Rosen AD, 2003. Mechanism of action of moderate-intensity static magnetic fields on biological systems. *Cell Biochem. Biophys.*, 39(2): 163 - 173.

Rosen MS, Rosen AD, 1990. Magnetic field influence on *Paramecium* motility. *Life Sci.*, 46(21): 1509 - 1515.

Savić T, Janać B, Todorović D, Prolić Z, 2011. The embryonic and post-embryonic development in two *Drosophila* species exposed to the static magnetic field of 60 mT. *Electromagn. Biol. Med.*, 30(2): 108 - 114.

Todorović D, Marković T, Prolić Z, Mihajlović S, Raus S, Nikolić L, Janać B, 2013. The influence of static magnetic field (50 mT) on development and motor behaviour of *Tenebrio* (Insecta, Coleoptera). *Int. J. Radiat. Biol.*, 89(1): 44 - 50.

Todorović D, Mirčić D, Ilijin L, Mrdaković M, Vlahović M, Prolić Z, Mataruga VP, 2012. Effect of magnetic fields on antioxidative defense and fitness-related traits of *Baculum extradentatum* (Insecta, Phasmatodea). *Bioelectromagnetics*, 33(3): 265 - 273.

Todorović D, Perić-Mataruga V, Mirčić D, Ristić-Djurović J, Prolić Z, Petković B, Savić T, 2015. Estimation of changes in fitness components and antioxidant defense of *Drosophila subobscura* (Insecta, Diptera) after exposure to 2.4 T strong static magnetic field. *Environ. Sci. Pollut. Res. Int.*, 22(7): 5305 - 5314.

Tufail M, Naeemullah M, Elmogy M, Sharma PN, Takeda M, Nakamura C, 2010. Molecular cloning, transcriptional regulation, and differential expression profiling of vitellogenin in two wing-morphs of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* Stål (Hemiptera: Delphacidae). *Insect Mol. Biol.*, 19(6): 787 - 798.

Tufail M, Raikhel AS, Takeda M, 2005. Biosynthesis and processing of insect vitellogenins. Progress in vitellogenesis. *Reprod. Biol. Invertebr.*, 12: 1 - 32.

Tufail M, Takeda M, 2008. Molecular characteristics of insect vitellogenins. *J. Insect Physiol.*, 54(12): 1447 - 1458.

Vácha M, 1997. The influence of a static, homogenous magnetic field (B = 320 mT) on extracardiac pulsations of *Tenebrio molitor* pupae (Coleoptera: Tenebrionidae). *J. Insect Physiol.*, 43(11): 979 - 989.

Wan GJ, Jiang SL, Zhao ZC, Xu JJ, Tao XR, Sword GA, Gao YB, Pan WD, Chen FJ, 2014. Bio-effects of near-zero magnetic fields on the growth, development and reproduction of small brown planthopper, *Laodelphax striatellus* and brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. *J. Insect Physiol.*, 68(3): 7 - 15.

Wan GJ, Wang WJ, Xu JJ, Yang QF, Dai MJ, Zhang FJ, Sword GA, Pan WD, Chen FJ, 2015. Cryptochromes and hormone signal transduction under near-zero magnetic fields: new clues to magnetic field effects in a rice planthopper. *PLoS ONE*, 10(7): e0132966.

Wang DL, Wang XS, Xiao R, Liu Y, He RQ, 2008. Tubulin assembly is disordered in a hypogeomagnetic field. *Biochem. Biophy. Res. Commun.*, 376(2): 363 - 368.

Wang MM, 2010. Effects of Magnetic Field and LED (Light Emitting Diode) Illumination on Biological Characteristics of the Diamondback Moth, *Plutella xylostella* L. MSc Thesis, Yangzhou University, Yangzhou, Jiangsu. [王明明, 2010. 磁场和 LED 光照对小菜蛾生物学特性的影响. 江苏扬州: 扬州大学硕士学位论文]

Wyatt GR, Davey KG, 1996. Cellular and molecular actions of juvenile hormone. II. Roles of juvenile hormone in adult insects. *Adv. Insect Physiol.*, 26(8): 1 - 155.

Xie CL, Li ZY, Sui H, Pan WD, Chen FJ, 2011. Detection of magnetic materials in adults of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Hemiptera: Delphacidae). *Acta Entomol. Sin.*, 54(10): 1189 - 1193. [解春兰, 李志毅, 隋贺, 潘卫东, 陈法军, 2011. 褐飞虱成虫体内磁性物质检测. 昆虫学报, 54(10): 1189 - 1193]

Yan XB, Liu YX, Yao LY, Wang WX, Pan WD, Chen FJ, 2015. Localization and quantitative detection of magnetic materials in the macropterous and brachypterous female and male adults of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Hemiptera: Delphacidae). *Acta Entomol. Sin.*, 58(2): 132 - 138. [颜学宾, 刘宇新, 姚亮宇, 王文肖, 潘卫东, 陈法军, 2015. 褐飞虱长翅型和短翅型雌雄成虫体内磁性物质定位和定量检测. 昆虫学报, 58(2): 132 - 138]

Zhai BP, Cheng JA, 2006. Summary of two specially migratory insects in 2006. *Entomol. Knowl.*, 43(4): 585 - 588. [翟保平, 程家安, 2006. 2006 年水稻两迁害虫研讨会纪要. 昆虫知识, 43(4): 585 - 588]

Zhang GY, Sun TT, 1994. Study on the effect of magnetic field on the growth of *Tenebrio molitor*. *Entomol. Knowl.*, 31(3): 177 - 178. [张桂银, 孙婷婷, 1994. 磁场对黄粉虫生长影响的探讨. 昆虫知识, 31(3): 177 - 178]

Zhang X, Li JF, Wu QJ, Li B, Jiang JC, 2007. Effects of hypomagnetic field on noradrenergic activities in the brainstem of golden hamster. *Bioelectromagnetics*, 28(2): 155 - 158.

Zhu XJ, Yang JS, Liang YC, Lou YS, Yang XY, 2004. Effects of exogenous calcium on photosynthesis and its related physiological characteristics of rice seeding under salt stress. *Sci. Agric. Sin.*, 37(10): 1497 - 1503. [朱晓军, 杨劲松, 梁永超, 娄运生, 杨晓英, 2004. 盐胁迫下钙对水稻幼苗光合作用及相关生理特性的影响. 中国农业科学, 37(10): 1497 - 1503]

（责任编辑：赵利辉）